云　南　植　物　研　究　2002，24（6）：689～698
Acta Botanica Yunnanica

中国栎属（壳斗科）基于叶表皮及叶结构特征的分支分析[*]

普春霞，周浙昆[**]，罗　艳[***]
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明　650204）

摘要：以三棱栎为外类群，基于叶表皮及叶结构特征对中国栎属进行初步的分支分析。结果显示了栎属内稳定的“支”结构及其种间关系。栎亚属可划分为 5 个组，分别为巴东栎组、高山栎组、　子栎组、麻栎组和槲栎组。　子栎组是栎亚属常绿栎类与落叶栎类之间的过渡类群；高山栎组应为栎亚属常绿栎类中的特化类群，而非最原始类群。5 个组中，仅巴东栎组不是单系类群，而是一个多系类群。青冈亚属较栎亚属早分支，可划分为 3 大类：无毛类、简单被毛类和复杂被毛类；无毛类最原始，复杂被毛类与栎亚属关系最近。因此，叶表皮及叶结构特征对解决栎亚属组间亲缘关系有重要的分类学意义。

关键词：栎属；叶表皮及叶结构；分支分析
中图分类号：Q 949　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**0253－2700（2002）06－0689－10

A Cladistic Analysis of *Quercus*（Fagaceae）in China Based on Leaf Epidermis and Architecture

PU Chun-Xia，ZHOU Zhe-Kun[**]，LUO Yan
（*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China）

Abstract：A cladistic analysis of the genus *Quercus* L. in China was performed based on leaf epidermis and architecture using *Trigonobalanus doichangensis*（A. Camus）Farman as an outgroup. Some stable relationships among subgenera and species were indicated by the cladistic analysis. Subgen. *Quercus* were divided into five sections，namely Sect. Engleriana，Sect. Brachylepides，Sect. Echinolepides，Sect. Aegilops，and Sect. Quercus. Sect. Echinolepides was an intermediate group between evergreen and deciduous oaks of Subgen. *Quercus*. Sect. Brachylepides was a specialized group. Only Sect. Engleriana was polyphyletic，not monophyletic among five sections. Subgen. *Cyclobalanopsis* diverged earlier than Subgen. *Quercus*，treated as three groups，namely glabrate group，simple-haired group and complicated-haired group. The complicated-haired group has the closest relationship with Subgen. *Quercus*. Leaf epidermis and architecture were significant in taxonomy for Subgen. *Quercus*.

Key words：*Quercus*；Leaf epidermis and architecture；Cladistic analysis

---

[*] **基金项目：国家自然科学基金资助**（30170077）
[**] **通讯作者**（Author for correspondence）
[***] **现为中国科学院植物研究所在读博士研究生**
收稿日期：2002－02－06，2002－07－24 **接受发表**
作者简介：普春霞（1977－）**女，硕士，主要从事植物系统学和植物地理学研究，现在云南中医学院工作。**

栎属（*Quercus* L.）包括栎亚属（Subg. *Quercus*）和青冈亚属（Subg. *Cyclobalanopsis*），是壳斗科中最大的属，约 531 种（Govaerts & Fordin，1998），也有资料认为约 450 种（Wills，1973），中国约有 128 种（陈焕镛和黄成就，1998；Huang 等，1999）。栎属植物广泛分布于北半球的热带、亚热带及温带森林，许多种类是群落中的优势种或建群种。栎属植物在地史上也有极其广泛的分布，是北半球第三纪植物区系中的主要成分（Lamotte，1952；中国新生代植物编写组，1978；Zhou，1993）。在系统演化的研究中，栎属至今尚未有一个完善的属内系统，其中青冈类植物是否从栎属的一个亚属独立成属仍是分类学中一个长期争论的问题；同时也由于其在分类学、生态学、古植物学以及系统演化中的重要作用，栎属一直作为研究热点之一而倍受关注（Tucker，1974；Kvacek & Walther，1989；Nixon & Crepet，1989a；Uzunova 等，1997；Manos 等，1999；Manos 等，2001）。

叶表皮及叶结构特征作为一个重要的分类和系统演化的性状已用于多个类群的研究并取得较好的效果（潘开玉等，1990；Wilkinson，1992；Todia & Keating，1991；李浩敏和Hickey，1987）。叶表皮及叶结构特征在栎属的分类和系统的研究中更是显得重要，其一栎属在北半球各地层自第三纪以来的大量丰富叶化石被发现和报道（Lamotte，1952；中国新生代植物编写组，1978；周浙昆，1993；陶君容等，2000），叶表皮和叶结构性状的研究对叶化石的鉴定十分重要。其二由于栎属植物的花较小，有时生殖结构对栎属的分类没有太大的帮助，这使得叶表皮和叶结构性状，特别是毛被的性质在区分和鉴定种类方面是十分重要的（Nixon，1997），因而在栎属叶表皮和叶结构性状研究方面的论文较多（Hardin，1976，1979a，1979b；Jones，1986；Safou & Saint-Marttin，1989；梁红平，1990；Manos，1993）。周浙昆（1995）及罗艳和周浙昆（2001a）分别对中国栎亚属和青冈亚属的叶表皮及叶结构特征进行了研究，并根据实验结果用系统发育的方法对栎属的分类及系统演化做出了一些推测。为了进一步验证叶表皮和叶结构在栎属分类和系统演化中的作用，以期得到更为客观合理的结论，本文对选择叶表皮及叶结构特征对中国栎属进行分支分析，并对叶表皮及叶结构特征在栎属分类学中的意义作进一步探讨。

1　材料和方法

1.1　材料

本文所用的性状资料主要来自于周浙昆（Zhou 等，1995），罗艳和周浙昆（2001a）并参考了周浙昆（1990）及罗艳（2000）的学位论文，以及结合笔者的野外实地考察及标本馆标本查阅对上述性状进行校正，个别性状参考了中国植物志第 23 卷（陈焕镛和黄成就，1998）。

1.2　方法

1.2.1　**外类群的确定**　传统上认为栎属（*Quercus* L.，包括 Subg. *Quercus* 和 Subg. *Cyclobalanopsis*）属于栎亚科（Quercoideae），本亚科还包括 *Trignobalanus*（Farman，1964；Hutchinson，1967），也有作者将后者置于水青冈亚科（Fagoideae）（Melchior，1964）。在 Nixon（1989）的研究中将栎属置入水青冈亚科（Fagoideae），本亚科包括了 5 个属：水青冈属（*Fagus*）、栎属（*Quercus*）和由原三棱栎属（*Trignobalanus* Farman）的 3 个种提升的 3 个单型属（*Colombobanus*，*Formaodendron* 和 *Trignobalanus*），花粉证据支持了这一提升处理（王萍莉等，1998）。有研究表明栎属和水青冈属与三棱栎属亲缘关系最近，栎属的卵圆形果实由三棱栎（*Trigonobalanus doichangensis*（A. Camus）Farman，*Formaodendron doichangensis*（A. Camus）Nixon et Crepet）的三棱形果实愈合而成，水青冈属的三棱形果与三棱栎类似（Nixon，1989；Nixon &

Crepet，1989b）；孢粉证据（王萍莉等，1998）也支持这一结论。近年来的分子系统学研究提出一些新的观点，认为三棱栎属应为栗亚科（Castaneoideae）和栎属的姐妹群（Manos 等，2001）。上述观点存在一定的分歧和争议，但均认为栎属与三棱栎属有紧密的亲缘关系并将三棱栎作为栎属分支分析的外类群，本文从之。

1.2.2　**性状极性的确定和编码**　本文选取 24 个性状，其中 22 个为叶表皮及叶结构特征，进行性状编码。在 24 个性状中，性状 1、2、3、4、7、8、9、10、13、14、21、24 的极性确定依据外类群比较原则；但由于被子植物平行演化极为普遍，外类群不可能在所有性状上均处于原始状态，因此，我们还需依据其它证据进行极性确定。古生物学的化石证据也是较为可靠的极性确定原则，性状 5、6、11、12 依据此原则确定极性；当外类群比较原则与古生物学的化石证据发生矛盾时，依据后者确定极性。毛被特征依据植物演变的一般规律，由简单到复杂，并认为叶表皮被毛是对干旱、寒冷环境的生态适应，辅以普遍性原则，确定两个性状演变系列（包括性状 15－20、21－22）的极性。在性状编码中，（0）为祖征，（1）、（2）为衍征；性状演变系列采用非加性二态编码（Wiley 等，1991）（性状编码见表 1）。根据表 1 进行编码获得的数据矩阵包括 24 个性状和 77 个分类群（表 2）。

表 1　性状及性状编码

Table 1　Characters and character coding

1．叶缘（leaf margin）：全缘（entire）（0）　半锯齿（semi-serrate）（1）　锯齿（serrate）（2）
2．质地（texture）：革质（coriaceous）（0）　纸质（chartaceous）（1）
3．叶先端（leaf apex）：圆钝（obtuse）（0）　渐尖（acuminate）（1）
4．叶基部（leaf base）：楔形（cuneate）（0）　圆形（circular）（1）　心形（cordate）（2）
5．中脉（main vein）：弯曲（curvate）（0）　直行（straight）（1）
6．中脉（main vein）：分叉（divergent）（0）　不分叉（non-divergent）（1）
7．脉序（venation）：环结（camptodromous）（0）　直行（craspedodromous）（1）
8．侧脉的排列（arrangment of second vein）：不整齐（irregular）（0）　整齐（regular）（1）
9．三级脉类型（pattern of tertiary vein）：弱贯穿（weak percurrent）（0）　贯穿（percurrent）（1）
10．盲脉（veinlets）：分叉（branched）（0）　不分叉（non-branched）（1）
11．蜡被（wax）：无（none）（0）　有（have）（1）
12．被毛（haired）：无（none）（0）　有（have）（1）
13．上表皮细胞壁（adaxial epidermal cell wall）：直（straight）（0）　波状（undulate）（1）
14．下表皮细胞壁（abaxial epidermal cell wall）：直（straight）（0）　波状（undulate）（1）
15－20．非腺毛性状演变系列
（a branching transformation series of non glandular hairs）：

星状毛（stellate）（111011）
↗
具柄簇生毛（stipitate fasciculate）（111010）
多出毛（multiradiate）（111100）←↗
簇生毛（fasciculate）（111000）
↑
单毛（solitary）（110000）
↑
乳突（pappilae）（100000）
↑
无毛（none）（000000）

21．生长习性（habit）：常绿（evergreen）（0）→半落叶（semi-deciduous）（1）→落叶（deciduous）（2）
22－23．腺毛性状演变系列（a linear transformation series of glandular hairs）：无腺毛（none）（00）→单列毛（simple uniseriate）（10）→分叉毛（branched）（11）
24．苞片排列（arrangement of bract）：鳞片状（scale-shaped）（0）→同心环状（concentric ringed）（1）

1.2.3 **分支分析** 用 PAUP 4.0b8 软件进行分支分析，分析时选择启发式搜索（heuristic searches）搜索简约树（maximum parsimonious trees），TBR 枝长交换，每步保留 100 个简约树，用 heuristic bootstrap 检测法（1000 次重复）评价简约树中各分支的可信度，每次重复保留 100 个树。

表 2 分类群及编码性状的数据矩阵

Table 2 Matrix of taxon and coded characters for the cladistic analysis

Taxon	Characters	Taxon	Characters
T. doichangenis	000011000011000000000000	*Q. disciformis*	201011111100010000000001
Q. acutissima	2-1011011001001110112100	*Q. semiserratoides*	111011110001011000000001
Q. chenii	2-1011011001001110112100	*Q. phanera*	201011110100010000000001
Q. variabilis	2-1011011001001110112100	*Q. obovatifolia*	0-00011101110011110110001
Q. dentata	2-1111011111001110112100	*Q. sichourensis*	-0101101- -00010000000001
Q. fabrei	2-1011111111001110112100	*Q. thorelii*	001011010100010000000001
Q. griffithii	2-1011111111001110112100	*Q. chungii*	001011010111011111000001
Q. aliena	2-1011111111001110112100	*Q. subhinoidea*	201011110100010000000001
Q. errata	2010111111111001110112100	*Q. austrocochinchinensis*	201111010100000000000001
Q. mongolica	2-1111111111001110112100	*Q. delavayi*	101011011101001110110001
Q. wutaishanica	2-1111111111001110112100	*Q. championii*	0010110101010-1110110001
Q. semecarpifolia	100100100101101110000110	*Q. helferiana*	2-1011111101001110100001
Q. guavaefolia	100000000101111110000110	*Q. hui*	000011010111101000000001
Q. pannosa	100100000101001110000110	*Q. delicatula*	011011010111101000000001
Q. aquifolioides	100100100101101110000110	*Q. camusiae*	001011-1- -11101000000001
Q. longispica	100100000101101110000110	*Q. chapensis*	201011111111101000000001
Q. fimbriata	000000000101101110000110	*Q. rex*	2-10110111-1001000000101
Q. senescens	100100000101101110000110	*Q. tomentosinervis*	001011011110000000000001
Q. monimotricha	100100100101101110000110	*Q. pachyloma*	101011111111001000000001
Q. pseudosemecarpifolia	100000000101101100000100	*Q. kouangsiensis*	201011111111001000000001
Q. spinosa	100100000101111110000100	*Q. kontumensis*	011011011111001000000001
Q. gilliana	101-00100101101100000100	*Q. jenseniana*	001011111111001000000001
Q. dolicholepis	101111111201101110100100	*Q. edithiae*	201011111111001000000001
Q. baronii	101011110001001110111100	*Q. dinghuensis*	0-0011110111001000000001
Q. yiwuensis	101011111201101110100100	*Q. augustinii*	1-10110101100000000000001
Q. acrodonta	101111111101001110110100	*Q. multinervis*	2-10110101100000000000001
Q. cocciferoides	111011111-01-01110101100	*Q. patelliformis*	2010111101000000000000001
Q. phillyreoides	101111110201-01110110100	*Q. myrsinaefolia*	2-10111111000000000000001
Q. utilis	101011111101101000000100	*Q. lobbii*	201011111101011110110101
Q. kingiana	101011111-01101110100110	*Q. fleuryi*	001011111111101000000001
Q. franchetii	101011111201001111100100	*Q. stewardiana*	1-10111111100000000000001
Q. engleriana	101011111-01001110101110	*Q. oxyodon*	2-1011111111011100000001
Q. tungmaiensis	101011111101101110100100	*Q. tiaoloshanica*	101011010100010000000001
Q. pinbianensis	0010110111100000000000001	*Q. bambusifolia*	1000110101100000000000001
Q. lamellosa	2010111111111011110110101	*Q. xanthotricha*	101011110111001100000001
Q. schottkyana	201011011111010000000101	*Q. austroglauca*	2-10111111000000000000001
Q. sessilifolia	0010110101100100000000001	*Q. kiukiangensis*	2-1011011111001100000001
Q. glauca	201011011111010000000101	*Q. gilva*	1-10111111010011110110101
Q. blakei	2010111111001100000000001		

* " – " 性状不清楚

2 结果

保留的简约树（length = 108，consistency index（CI） = 0.250，retention index（RI） = 0.833）在属下和亚属下的大分支上主要表现为两种拓扑结构 ，各分支下的种间关系有一定变动（图 1，图 2）。在简约树中，栎亚属与青冈亚属自然分开，栎亚属显示出 5 个稳定类群，分别为麻栎组（Sect. Aegilops）、槲栎组（Sect. Quercus）、高山栎组（Sect. Brachylepides）、　子栎组（Sect. Echinolepides）和巴东栎组（Sect. Engleriana）。*Q. baronii*（Sect. Echinolepides）在最简约树中如图 1 所示位置高频出现（97%）；而 *Q. cocciferoides* 和 *Q. englerriana*（Sect. Engleriana）在系统树中位置的不确定，在图 1 所示位置出现频率为 88%，在图 2 所示位置出现频率为 12%。在栎亚属中，巴东栎组出现在系统树的基部，高山栎组则处于常绿栎类的演化顶端。青冈亚属以 3 个类群稳定出现，类群 I 是复杂毛被类，其毛被为星状毛、具柄簇生毛、簇生毛和多出毛；类群 II 是简单毛被类，其毛被为单毛和乳突；类群 III 是无毛被类。类群 II 在图 1 所示位置出现频率为 95%，在图 2 所示位置出现频率为 5%；类群 I 与栎亚属亲缘关系最近。用 heuristic bootstrap 对分支系统树进行检测，栎亚属中的麻栎组（Sect. Aegilops）、槲栎组（Sect. Quercus）及高山栎组（Sect. Brachylepides）获得较高的支持率，分别为 78%、79%和 82%。青冈亚属中 *Q. lamellosa* 和 *Q. lobbii* 的支持率为 85%，*Q. glauca* 和 *Q. schottyana* 的支持率为 86%。

为消除性状极性确定不当对分支图构建的影响，改变分支分析的命令设置，对性状作“unorder（Wanger）”处理，其余设置不变，重复分析一次。所得最简约树的拓扑结构与前相似，heuristic bootstrap 检测结果基本相同，但槲栎组未获支持。

3 讨论

青冈是否独立成属是分类学中一个长期争论的问题。在分支图中，青冈亚属和栎亚属分成两个分支，但是这个分支的产生主要参考了壳斗小苞片是否形成环状这个区分青冈类与栎类的传统性状，如果排除这一性状，仅凭叶结构和表皮特征无法获得这样的分支图解。因此，在本文基于叶表皮和叶结构特征的分支分析中并不支持青冈独立成属。在 Manos 等（2001）依据 ITS 序列对栎属的分支分析中，常绿栎类存在较青冈类早分支的可能，两者间的相互关系不太确定，因而，分子生物学证据也不支持青冈独立成属的观点。

青冈亚属的分组也是一个悬而未解的问题。Camus（1936 – 1954）根据壳斗形态将青冈分为长果和短果两个大类，之后又根据柱头形态分若干系列。Menitsky（1984）根据叶形、果实、柱头和毛被等形状将青冈分为 8 个组。罗艳（2000）根据叶表皮和叶结构形状将青冈分为 5 个组。这些分组都未得到过广泛的支持（Govaerts & Frodin，1998），新近出版的《中国植物志》中英文版（陈焕镛和黄成就，1998；Huang 等，1999）承认青冈独立成属，但未涉及属下系统。此次分支分析获得稳定的 3 个分类群：类群 I 是复杂毛被类，类群 II 是简单毛被类，类群 III 是无毛被类。这一结果与 Menitski（1984）的分组有部分吻合。由于这 3 个分支未获 bootstrap 检测支持，这一结果能否做为青冈分组的依据还有待进一步的研究。目前在对壳斗科的分子系统学研究中，青冈类植物涉及较少，对青冈亚属的分组问题尚不能提出一定观点。因此，此问题还有待研究的继续深入来解决。

Camus（1936 – 1954）将栎亚属分为 6 个组，国产栎类属 3 个组。徐永椿和任宪威

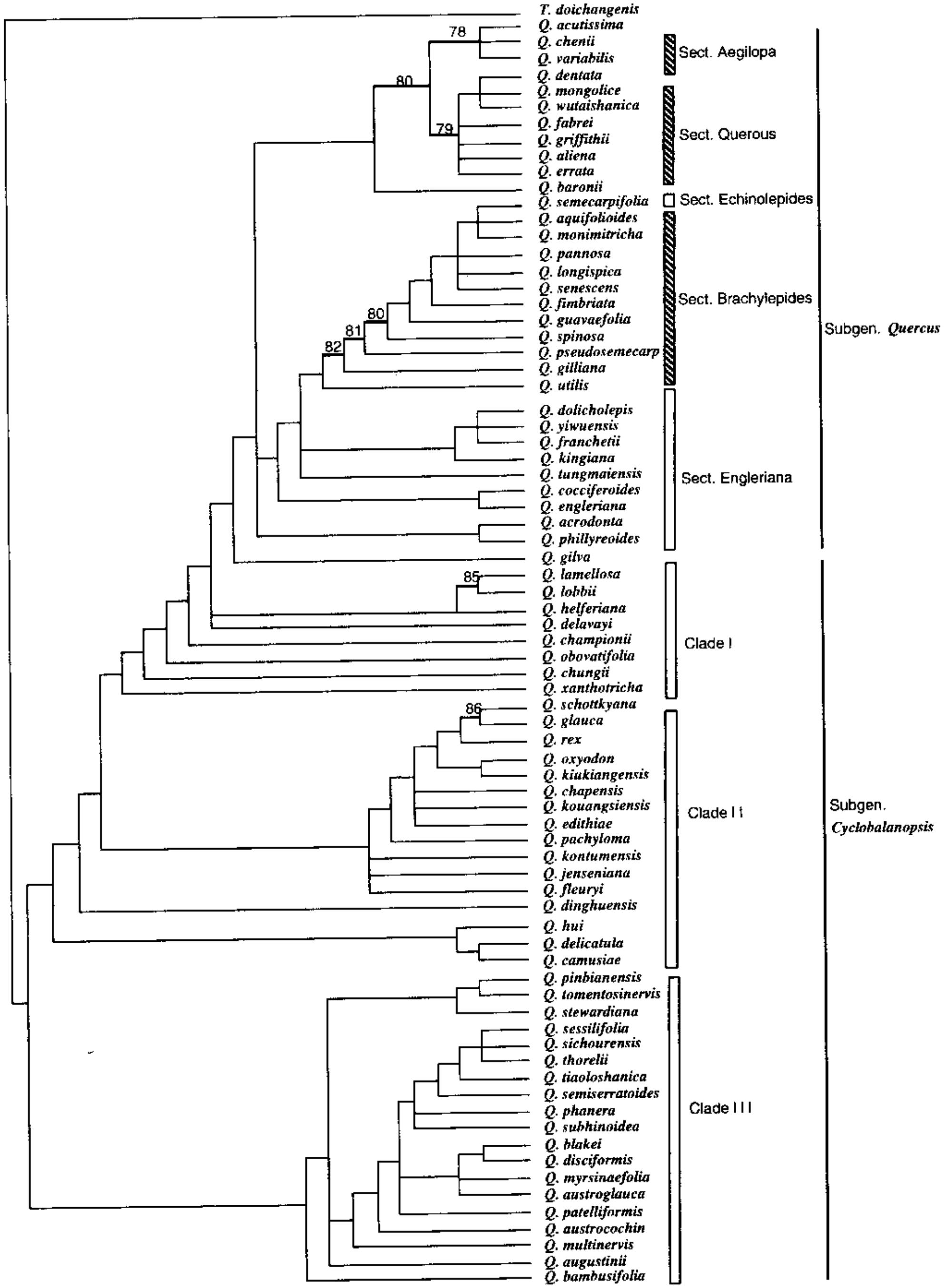

图 1 100个最简约树中的一个（步长 = 108，CI = 0.250，RI = 0.833），加粗的分支表示在最大合意树中出现的节点。靴带分析值位于分支上方。

Fig.1 One of 100 most parsimonious phylograms (length = 108, CI = 0.250, RI = 0.833). Thickened branches indicated the node occurs in the major consensus tree. Bootstrap values (above branchs) are based on saving 100 trees for each pseudoreplicate.

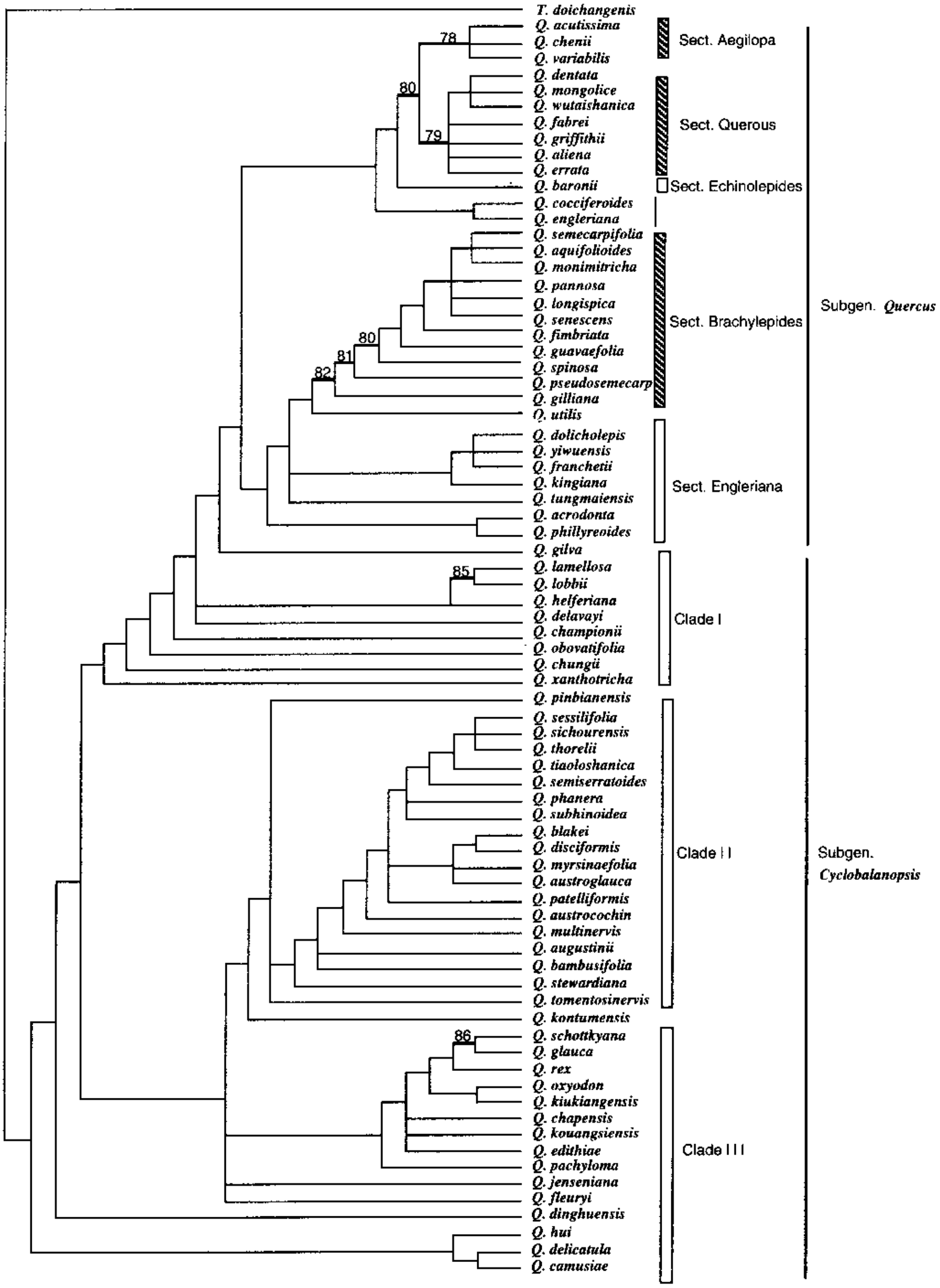

图 2　100 **个最简约树中的一个（步长** = 108，CI = 0.250，RI = 0.833)，**加粗的分支表示在最大合意树中出现的节点。靴带分析值位于分支上方。**

Fig.2　One of 100 most parsimonious phylograms (length = 108, CI = 0.250, RI = 0.833). Thickened branches indicated the node occurs in the major consensus tree. Bootstrap values (above branchs) are based on saving 100 trees for each pseudoreplicate.

(1985）首先对国产栎亚属进行了系统的分类处理，将国产栎亚属分为 4 个组（Sect. Aegilops，Sect. Rober，Sect. Suber，and Sect. Engleriana)。周浙昆（1995）根据叶表皮及叶结构特征对此系统作了部分调整，将国产栎亚属划分为 5 个组。Sect. Rober 和 Sect. Suber 依据命名法规分别更名为 Sect. Quercus 和 Sect. Brachylepides，Sect. Engleriana 分为 3 个组，即 Sect. Engleriana ，Sect. Echinolepides 和 Sect. Acrodon。麻栎组（Sect. Aegilops）在 Camus (1936 - 1954）的处理中，包含在 Sect. Cerris 中，此组还含有 Sect. Brachylepides 和 Sect. Engleriana。分子系统学的研究显示 Sect. Brachylepides 是一自然单系，作为 Subsect. Brachylepides 处理，Sect. Engleriana 不是一个自然单系，包含在 Sect. Cerris 中，但未做组下处理，Sect. Aegilops 包含在 Subsect. Cerris（Manos 等，2001）中。本文的分析也显示出高山栎类为一自然单系，虽然具有一些原始特征，但并非是以往所认为的最原始类群，而是一特化类群，从分支图出发，采用周浙昆（1995）的观点，仍将其作为高山栎组处理。Sect. Acrodon 在系统树中没有体现，建议仍将其归入巴东栎组中。*Q. cocciferoides* 和 *Q. englerriana* 位置不定，在图 2 所示位置低频出现，这提示了 *Q. cocciferoides* 和 *Q. englerriana* 与巴东栎组其他种关系不定，两者还可能与 *Q. baronii* 有一定关系，这也表明巴东栎组可能不是一个自然单系，而是一个多系，这一结果与细胞学证据相吻合（曹明和周浙昆，2000)；最后，参照分子证据（Manos 等，2001）认为巴东栎组为中国栎亚属最原始类群更为合理。在无进一步的研究结果之前，仍保留巴东栎组作为组的处理。*Q. baronii* 在图 1 所示位置高频出现，虽未获支持，但足以暗示其与落叶栎类可能有的较近亲缘关系，它应为常绿栎类和落叶栎类之间的过渡类群，提议仍将其从巴东栎组中单独提出作为一组处理，这与周浙昆（1995）的分类观点相吻合。在本文的分析中，麻栎组和槲栎组构成姐妹群可能与两者的平行演化有关。结合分子系统学的结果认为，虽然栎属属下各类群间的界限已相对明晰，但各类群间的系统发育关系还有待获取更多的资料来解决。

分支图解对有些种类的划分也有些启示作用，在分支图中青冈（*Q. glauca*）和滇青冈（*Q. schottyana*）作为一个姐妹群获得了很高的支持。这是两个形态非常相似，地理分布有一定隔离，在分类上也不易区分的种。Menitsky（1984）将滇青冈作为青冈的变种，这种处理得到了分支分析的支持。

青冈亚属植物较栎亚属原始，主要分布于东亚和东南亚（罗艳和周浙昆，2001b)，化石资料表明其分布区自起源以来变化较小，青冈亚属植物在一个相对稳定的环境内演化，因而青冈亚属植物在叶结构特征表现出相当的稳定性，虽然在叶表皮上表现出一定差异，但对于解决本亚属的系统问题仍是不够的，需要获取更多性状资料。因此，叶表皮及叶结构特征在青冈亚属系统发育重建上的作用有限。而栎亚属植物在起源后，分布区不断扩大，适应于不同生境，其在叶表皮及叶结构特征有了较大变化，利用叶表皮及叶结构特征对栎亚属的处理获得了较好结果。

〔参 考 文 献〕

罗艳，2000. 中国青冈亚属叶表皮及叶结构分析、地理分布和系统演化［D］. 昆明：中科院昆明植物研究所

周浙昆，1990. **中国栎属的起源、演化和分布**［D］. **昆明：中科院昆明植物研究所**

陈焕镛，黄成就，1998. **中国植物志第**22**卷**［M］. **北京：科学出版社**，213—332

陶君容，周浙昆，刘裕生，2000. **中国晚白垩世至新生代植物区系发展演变**［M］. **北京：科学出版社**

中国新生代植物篇写组，1978. **中国植物化石第**3**册—中国新生代植物化石**［M］. **北京：科学出版社**，42—57

Bussotti F and Grossoni P，1997. European and Mediterranean oaks（*Quercus* L.；Fagaceae）：SEM characteization of the micromorphology of the abaxial leaf surface［J］. *Bot J Linn Soc*，**124**：183—199

Camus A，1934－1954. Les chenes Monographie du Genre *Quercus*（et Lithocarpus）［M］. Paris：Academic des Sciences，158—373

Cao M（**曹明**），Zhou ZK（**周浙昆**），2000. The karyotype analysis of 9 species of the *Quercus* from China［J］. *Guihaia*（**广西植物**），**20**（3）：1—5

Farman LL，1964. *Trigonobalanus* a new genus of Fagaceae with notes on the classification of the family［J］. *Kew Bull*，**17**：381—396

Govaerts R，Frodin DG，1998. World checklist and bibliography of Fagales（Betulaceae，Corylaceae，Fagaceae and Ticodendraceae）［J］. *The Royal Botanic Gardens*，*Kew*，201—404

Hardin HW，1976. Terminology and classification of *Quercus* tricomes［J］. *Jour Elisha Micthell Scient Soc*，**92**：151—161

Hardin HW，1979a. Patterns of variation in foliar trichomes of Eastern North American *Quercus*［J］. *Amer J Bot*，**66**：576—585

Hardin HW，1979b. Vestiture and trichome types of Eastern North American *Quercus*［J］. *Bull Torrey Bot Club*，**106**：313—325

Huang CJ，Zhang YT，Bartholomew B，1999. Fagaceae. In：Wu Zheng-yi，Raven PH，Flora of China Vol.4（in English）［M］. Beijing：Science Press，370—400

Hutchinson J，1967. The genera of flowering plants. Vol. 2. Dicotyledons［M］. London：Oxford University Press

Jones JH，1986. Evolution of the Fagaceae：the implications of foliar features［J］. *Ann Missouri Bot Gard*，**73**：228—275

Kvacek Z，Walther H，1989. Paleobotanical studies in of the European Tertiary［J］. *Pl Syst Evol*，**162**：213—229

Lamotte RS，1952. Cateloge of the Cenozoic plants of North America through 1950［M］. The Geological Society of America Memoir. 51

Li HM（**李浩敏**），Hickey L，1987. leaf architecture and systematics of the Hamamelidaceae sensu lato［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**26**（2）：96—110

Liang HP（**梁红平**），Jen HW（**任宪威**），Liu YQ（**刘一樵**），1990. A study on the morphology of folia trichomes of evergreen oaks（*Quercus*）in China and its implication in taxonomy［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**28**（2）：112—121

Luo Y（**罗艳**），Zhou ZK（**周浙昆**），2001a. Leaf epidermis of *Quercus* Subgen. *Cyclobalanopsis*（Oerst.）Schneid.（Fagaceae）［J］. *Acta Phytotax Sin*（**植物分类学报**），**39**（6）：489—501

Luo Y（**罗艳**），Zhou ZK（**周浙昆**），2001b. Phytogeography of *Quercus* Subgen. *Cyclobalanopsis*［J］. *Acta Bot Yunnan*（**云南植物研究**），**23**（1）：1—16

Manos PS，1993. Foliar trichome variation in *Quercus* section Protobalanus（Fagaceae）［J］. *Sida*，**117**：391—403

Manos PS，Doyle JJ，Nixon KC，1999. Phylogeny，biogeography，and processes of molecular differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus*（Fagaceae）［J］. *Mol Phy Evol*，**12**（3）：333—349

Manos PL，Zhou ZK，Cannon CH，2001. Systematics of Fagaceae：phylogenetic tests of reproductive trait evolution［J］. *Int J Plant Sci*，**162**（6）：1361—1379

Melchior H，1964. Juglandales，Leitneriales，Salicales，Fagales. In Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 th ed. Vol. 2［M］. Berlin：Borntraeger

Menitsky，1984. Oaks of Asia［M］. Leningosed Sciences，1—119

Nixon KC，1989. Evolution systematics and fossil history of the Hamamelidae. Vol. 2. Crane PR，Blackmore S，"Higher" Hamamelidae［M］. Oxford：Clarendon，23—44

Nixon KC，1997. Fagaceae in Flora of North America Volume 3 Magnoliophyta：Magnoliidae and Hamamelidae［M］. New York：Oxford University Press，436—506

Nixon KC，Crepet WL，1989a. Exinct transitional from the oligocene and their phylogenetic implications［J］. *Amer J Bot*，**76**

(10): 1493—1505

Nixon KC, Crepet WL, 1989b. *Trigonobalanus* (Fagaceae): taxonomic status and phylogenetic relationships [J]. *Amer J Bot*, **76**: 828—841

Pan KY (**潘开玉**), Lu AM (**路安民**), Wen J (**温洁**), 1990. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae (S. L.) [J]. *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **28** (1): 10—26

Todia CA, Keating RC, 1991. Laef architecture of the Chloranthaceae [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, **78**: 476—496

Tucker JM, 1974. Patters of parallel evolution form in New World oaks [J]. *Taxon*, **23** (1): 129—154

Uzunova K, Palamarev E, Ehrendorfer F, 1997. Anatomical changes and evolutionary trends in the foliar epidemis of extand and fossil Euro-Mediter-ranean oaks (Fagaceae) [J]. *Pl Syst Evol*, **204**: 141—159

Wang PL (**王萍莉**), Pu FT (**傅发鼎**), Zheng ZH (**郑中华**), 1998. Palynological evidence for taxonnomy of *Trigonobalanus* (Fagaceae) [J]. *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **36** (3): 238—241

Wiley EO Siegel-Causey, Brooks DR, Funk VA, 1991. The compleat cladist (a primer of phylogenetic procedures) [M]. Kansas: The University of Kansas Printing Service, 25—44

Wilkinson HP, 1992. Leaf anatomy of the Pittosporaceae R. Br [J]. *Bot J Linn Soc*, **110**: 1—59

Wills JC, 1973. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns [M]. 7th, Revised by H. K. Airy Shaw. London: Cambridge University Press

Zhou ZK (**周浙昆**), 1993. Geographical distribution of from China [J]. *J Graduate School Academia Sinica* (**中国科学院研究生院学报**), **10** (1): 95—108

Zhou ZK, Willkinson HP, Wu ZY, 1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China [J]. *Cathaya*, **7**: 1—34